Œcol. Plant., 1975, **10** (1), 13-23

Lichens epiphytes et microfonges liés aux aiguilles dans une sapinière du Pilat (Massif Central)

J. ANDRÉ, F. GOURBIÈRE ET R. BARDIN *

RÉSUMÉ

Dans une parcelle de la sapinière du Grand-Bois (massif du Pilat), on suit, depuis 1969, parallèlement à l'apport au sol par la litière, le rôle des épiphytes, lichens et microfonges, dans le sous-système végétation-sol.

En ce qui concerne les lichens nous avons évalué leur biomasse à 1 t/ha et les retombées à 75-99 kg/ha/an surtout dues à *Pseudevernia furfuracea*; par cette seule voie, 1 à 2 kg d'atranorine arriverait au sol chaque année.

Les aiguilles, qui constituent la fraction la plus importante de la litière estimée à 2,5 t/ha/an, sont colonisées surtout par des champignons. Si l'apport par ces micro-organismes n'a pu être encore chiffré, on a noté la variabilité de leur répartition suivant l'état des aiguilles et les saisons; en particulier, *Cytospora* et *Aureobasidium* marquent un développement considérable en correspondance avec les maxima de retombées.

SUMMARY

In a patch of the fir plantation located in the « Grand-Bois » (massif du Pilat, Loire, France) the part played by the epiphytes, lichens and microfungi, in vegetation soil sub-system, has been studied since 1969, in a parallel way to the contribution brought to the soil by the litter-fall.

As far as lichens are concerned, we have reckoned their biomass to be of one metric ton a hectare and their fall to vary from 75 to 99 kg, this being due, above all, to *Pseudevernia furfuracea*; from 1 to 2 kg fo atranorin reach the soil every year, if we are to consider only this means.

The needles, which constitute the greatest part of the litter-fall estimated at 2,5 metric tones a hectare a year, are, above all, colonized by fungi.

If it has not been possible yet to calculate precisely the contribution of these microorganisms, the variability of there apportionment according to the state of the needles and to the seasons has been noted. Particularly, *Cytospora* and *Aureobasidium* evince a tremendous development corresponding to the highest points of the fall of the needles.

* Laboratoire d'Écologie, Département de Biologie Végétale, Lyon I, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69621 Villeurbanne.

INTRODUCTION

Pour étudier le rôle des micro-organismes dans le fonctionnement d'un écosystème forestier, on est tout naturellement amené à suivre l'apport au sol aussi bien par la litière que par le pluvio-lessivat. Cet apport constitue en effet la source énergétique principale de la microflore tellurique, ainsi que, dans certains cas, un agent d'inhibition ou de stimulation. L'importance quantitative des retombées, leur répartition au long de l'année et leur qualité constituent autant de données qu'il convient de préciser pour comprendre l'activité de la microflore. Par ailleurs, les feuilles vivantes et tombantes, sont colonisées par une flore plus ou moins spécifique qui utilise les exsudats et composantes foliaires, contribuant par là à modifier la composition des apports, par dégradation de substances ou dérivation de cycle de certains éléments.

C'est dans cette voie que nous menons une étude depuis 1969, dans une parcelle de sapinière du massif du Pilat (Massif Central). Nous avons tout d'abord suivi parallèlement à l'apport au sol par le sapin, la microflore liée aux aiguilles suivant leur âge et leur état. Dans cet article, nous présentons d'une part, la production totale de litière et la part des différentes composantes avec, comme le suggère DUVIGNEAUD (1969), une analyse séparée des lichens épiphytes, d'autre part les microfonges liés aux aiguilles tombantes, en discutant leur rôle possible.

LA STATION

Elle se situe à l'étage montagnard (1 110 m), dans le massif du Pilat (Loire). Ce massif métamorphique culmine à 1 432 m, formant la bordure orientale du Massif Central; il appartient au domaine floristique des plaines et basses montagnes d'Europe Occidentale (BONNOT, 1969); boisé surtout en résineux, dont le sapin constitue les plus belles forêts.

La station est implantée dans la parcelle n° 13, délimitée par l'Office National des Forêts, sur une pente (20 %) exposée nord-est et dominant le Furan.

La strate arborescente est exclusivement composée de sapins (*Abies alba*), au nombre de 400 à l'hectare et d'un diamètre moyen de 0,39 à 1,5 m du sol. La hauteur moyenne de ces conifères est de 25 m, pour un âge oscillant entre 80 et 120 ans (ANDRÉ, 1973).

Sous les sapins, on note :

— une strate arbustive à *Abies alba* et *Sorbus aucuparia*;

— une strate suffrutescente à *Vaccinium myrtillus*, *Rubus hirtus*;

— une strate herbacée à *Dryopteris filix-mas*, *Deschampsia flexuosa*, *Maïanthemum bifolium*, *Polygonatum verticillatum*, *Prenanthes purpurea*, *Galium hercynicum*, plantules d'*Abies alba*;

— une strate muscinale à *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum*.

Les sapins sont couverts d'une abondante flore lichenique que nous étudierons plus en détail ultérieurement.

Le sol est de type ocre podzolique pauvre en éléments minéraux échangeables.

1. – PRODUCTION TOTALE; PART DES AIGUILLES, FRUITS, BRINDILLES ET DIVERS

Pour les récoltes on utilise la méthode maintenant classique (Rapp, 1969) des paniers collecteurs de 0,25 m^2 placés à 0,50 m du sol; ces paniers sont constitués de toile en matière plastique à maille de 1 mm. Vingt paniers ont été disposés au hasard dans la station.

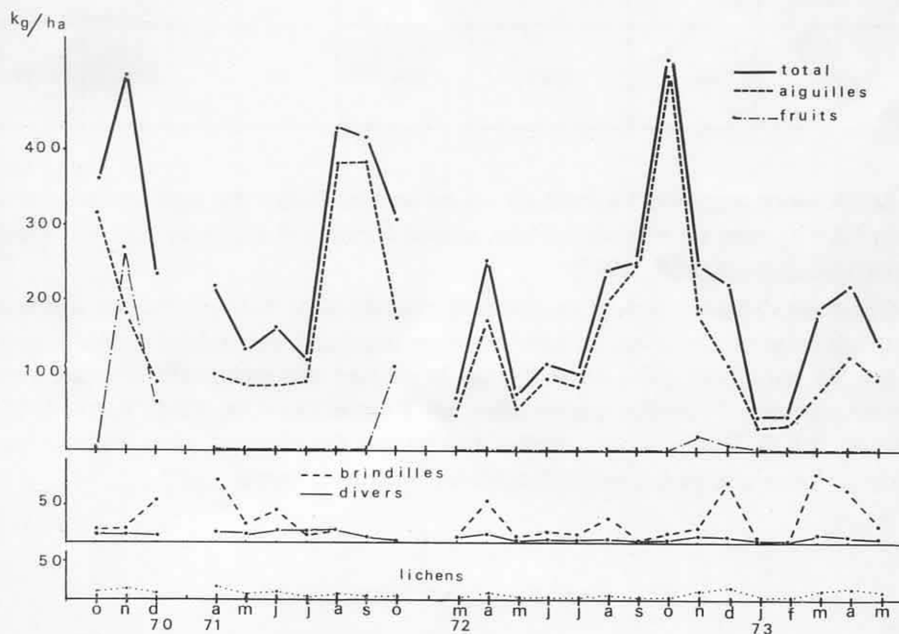


Fig. 1. — Variation mensuelle des retombées de la litière dans le peuplement de sapins du massif du Pilat.

On procède mensuellement à la récolte des retombées qui, amenées au laboratoire sont séchées à 75°C puis triées en cinq fractions : aiguilles, fruits, brindilles, divers et lichens.

Les récoltes se sont succédées d'octobre 1970 à mai 1973 à l'exception de certains mois d'hiver où l'enneigement interdisait la visite de tous les paniers.

La production de litière, qui a lieu tout au long de l'année, varie considérablement avec le temps (*fig.* 1), ainsi que l'importance relative des fractions (*tableau I*).

TABLEAU I

Part des différentes fractions dans la production de litière (en kg/ha et % du total).

	Cetraria	Pseudevernia	Parmelia	Usnea	Alectoria	Total
Tronca	468	274	250	11	5	908
Branche	13	1093	434	–	–	1540
Total	481	1267	684	11	5	2449

En moyenne annuelle, l'apport au sol est surtout le fait des aiguilles qui représentent 1,8 t/ha pour un total de 2,5 t/ha, auquel il convient d'ajouter 0,3 t/ha amené par pluviolessivat (ANDRÉ, 1973).

Ce retour s'effectue surtout en automne, plus de 50 % de la production annuelle se situe en cette saison, mais on note aussi un maximum secondaire de printemps. Ce cycle de retombées a été observé dans la plupart des recherches effectuées sur les gymnospermes à feuilles persistantes, en France (VALLÉE, 1966; RAPP, 1967; AUSSENAC, 1969). La chute des aiguilles suit ce schéma bimodal, mais les brindilles participent pour une part non négligeable au maximum vernal.

2. – LES LICHENS EPIPHYTES

Les lichens étant abondants dans cette sapinière sur les troncs et les branches, nous avons jugé utile d'en estimer la biomasse et la répartition. Pour cela, un sapin jugé représentatif de l'ensemble (hauteur : 24 m, circonférence à 1 m du sol : 0,35 m) a été étudié après abattage. Les lichens furent prélevés par bandes de 10 cm sur les troncs, puis sur les branches. Amenés au laboratoire, ils ont été déterminés, séchés et pesés.

On note (*tableau II*), que la colonisation des branches est surtout l'œuvre de *Pseudevernia furfuracea* pour 70 % environ et de *Parmelia physodes*; *Cetraria glauca* comme *Usnea sp.* et *Alectotria sp.* se rencontrent presque uniquement sur les troncs.

Au total, nous estimons à 2,45 kg le poids de lichens par arbre soit une biomasse de 1,04 t/ha, dont environ 0,5 t pour le seul genre *Pseudevernia.* RODIN et BAZILEVITCH (1967) citent les biomasses lichéniques évaluées par différents auteurs dans

TABLEAU II

Répartition des lichens sur le tronc et les branches d'un sapin. Résultats exprimés en grammes de matière sèche.

	Aiguilles	Fruits	Brindilles	"Divers"	Lichens	Total
70-71 % total	1 786,5 (80,5)	47,6 (2)	252,2 (11,5)	58,1 (2,5)	75,1 (3,5)	2 219,3 (100)
72-73 % total	1 846,6 (65,5)	367,1[(1)] (13)	358,8 (13)	148,1 (5,5)	99,1 (3)	2 819,7 (100)

des forêts de conifères : 1,2 à 2,1 t/ha dans des forêts canadiennes de *Picea mariana* et de *Pinus banksiana* respectivement, 0,7 t/ha dans une forêt de *Picea excelas* de la Taïga. La fraction lichénique recueillie dans les paniers collecteurs est due surtout à *Pseudevernia furfuracea* et cet apport au sol a été évaluée à 75-99 kg/ha/an, assurant 3 à 3,5 % des retombées totales de litière.

Si les lichens épiphytes jouent ainsi, par leur biomasse et leur apport annuel, un rôle non négligeable dans le cycle géochimique, leur richesse en diverses substances chimiques leur confère, en plus, une influence originale.

Ainsi *Pseudevernia furfuracea* contient, entre autre, de l'atranorine (CULBERSON, 1970), dont la teneur est estimée par HALE (1967) entre 1,2 et 2,8 % du poids sec, donc pour cette sapinière un apport au sol, de l'ordre de 1 à 2 kg/ha/an d'un depside connu pour sa grande activité complexante vis-à-vis des métaux lourds (SCHATZ, 1963). Cet apport peut logiquement être jugé comme plus important, puisque ISKANDAR et SYERS (1971) ont trouvé une hydrosolubilité de 5 mg/l pour l'atranorine; les eaux d'égouttement et surtout d'écoulement pourront donc se charger en cette substance.

Pour mettre en évidence le possible effet inhibiteur de ce lichen sur la microflore tellurique, on a procédé à une extraction éthanolique à partir de lichens récoltés dans les paniers. Après évaporation de l'éthanol, le résidu sec est repris dans l'eau et ajouté à un milieu nutritif gélosé, à une dose correspondant à 0,4 g de lichen sec

pour cent. Partant d'une suspension dilution d'un sol de culture, on fait des ensemencements sur boîtes de Petri contenant on non des extraits à tester.

Le pouvoir inhibiteur de cette fraction de litière est net : de 10 millions de germes par gramme de sol comptés sur gélose non enrichie, on tombe à 900 000 germes en présence d'extrait; si on calcule l'indice de croissance selon BECK (1969) :

$$IM = \frac{cf}{ct} \times 100, \text{ IM est ici égal à 9.}$$

Mais de plus, alors que la microflore bactérienne de ce sol est en majorité composée de gram positifs : 52 %, les germes non inhibés par l'extrait sont à 90 % des bactéries gram négatives. Cette dernière constatation rejoint les conclusions de différents auteurs qui ont remarqué l'inhibition préférentielle des bactéries gram positifs par les substances lichéniques (BURKHOLDER, 1944; BUSTINZA, 1951).

3. – CHAMPIGNONS MICROSCOPIQUES LIÉS AUX AIGUILLES LORS DE LEUR CHUTE

La microflore des aiguilles de sapin s'est révélée essentiellement composée de champignons. On sait que le rôle des microflores fongiques d'abord défini dans la décomposition des litières au sol, s'est peu à peu étendu jusqu'à la feuille vivante elle-même. Nous avons donc cherché à préciser, dans le cas du sapin, les microflores qui se succèdent sur les aiguilles depuis leur débourrage jusqu'à leur arrivée au sol. Des études physiologiques en culture pure ont ensuite permis d'envisager le rôle possible de ces champignons dans la dégradation des substances organiques (GOURBIÈRE, 1974).

1. MICROFLORES LIÉES AUX AIGUILLES.

L'analyse des microflores présentes sur les aiguilles a été réalisée selon une méthode culturale proche de celle de DICKINSON (1966). Les aiguilles sont lavées plusieurs fois en milieu stérile puis déposées sur milieu nutritif gélosé. Les colonies qui se développent sont considérées comme représentatives des micro-organismes résidents, actifs à la surface de l'aiguille.

Les résultats résumés dans le *tableau III* permettent de distinguer quatre groupes de colonisateurs (GOURBIÈRE, 1974) :

- groupe I, propre aux aiguilles vivantes;
- groupe II, commun aux aiguilles vivantes et aux aiguilles tombantes;

- groupe III, propre aux aiguilles tombantes;
- le dernier groupe, colonisant les aiguilles de la litière (couche de fermentation) ne fait pas l'objet de cette étude.

TABLEAU III

*Microflore des différents types d'aiguilles d'*Albies alba, *principalcs espéces et groupes de colonisateurs*

	aiguilles vivantes	aiguilles tombantes	couches de fermentation
groupe I	Tripospermum myrti Dendrodochium epistomum		
groupe II	Aureobasidium sp.1 Cladosporium cladosporioides	Aureobasidium spl Cladosporium cladosporioides	
groupe III		Cytospora sp Aureobasidium pullulans Epicoccum nigrum Alternaria alternata	
groupe litière			Trichoderma polysporum Trichoderma viride Mucor ramannianus Penicillium frequentans Thysanophora penicillioides

Il regroupe des *Penicillium*, *Mucor* et *Trichoderma*, hôtes habituels des litières de conifères (HAYES, 1965; BRANDSBERG, 1969), de feuillus (HERING, 1965) ou de plantes herbacées.

L'existence du groupe I montre que la surface des aiguilles vivantes héberge une microflore très particulière, probablement favorisée par la longue durée de vie des aiguilles. Les espèces de ce groupe disparaissent lors de la sénescence en cédant la place aux groupes II et III. Ceux-ci comprennent, à côté d'espèces cosmopolites (*Cladosporium*, *Epicocum*, *Alternaria*), des espèces liées aux conifères seuls (stade *Aureobasidium pullulans* de *Dothichiza pityophila*); voir au genre *Abies* seul (*Cytospora* en cours d'identification).

Les aiguilles lors de leur chute sont donc l'objet d'une importante colonisation fongique, ce phénomène est connu chez de nombreuses espèces végétales (HUDSON,

1971). Cependant la chute continue des aiguilles constitue ici un caractère original qu'il était intéressant de suivre sur le plan microbiologique.

2. Chute des aiguilles et microflore.

La *figure* 2 montre la répartition annuelle des chutes d'aiguilles colonisées par les trois principales espèces. On compte en moyenne 1,6 espèce par aiguille, soit au total et en termes de retombées par hectare et par an :

- 0,6 t d'aiguilles colonisées par *Cytospora*;
- 0,5 t d'aiguilles colonisées par *Aureobasidium pullulans*;
- 1,0 t d'aiguilles colonisées par *Aureobasidium* sp. I.

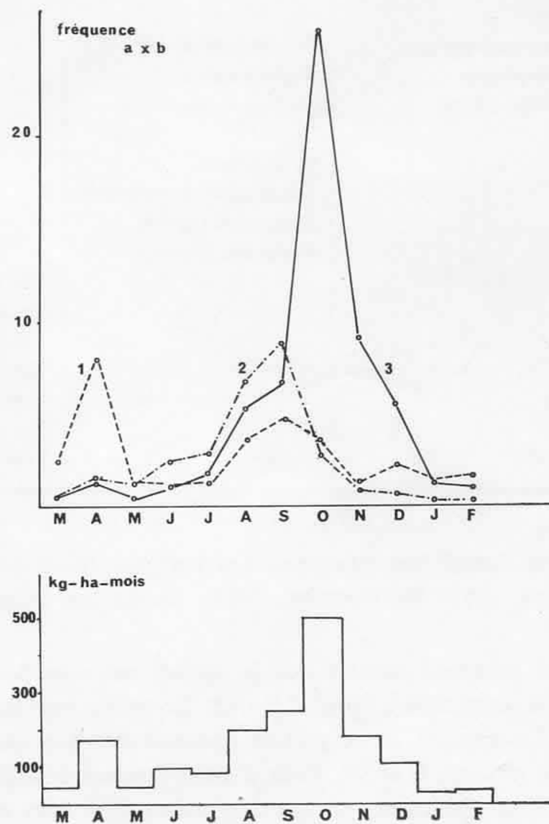


Fig. 2. — En haut : Fréquence des espèces colonisatrices : (1) *Cytospora*; (2) *Aureobasidium* sp. I; (3) *Aureobasidium pullulans*. En ordonnée *a* = aiguilles colonisées par une espèce en pour cent de la chute mensuelle; *b* = chute mensuelle d'aiguilles en pour cent de la chute annuelle. En bas : chutes mensuelles d'aiguilles.

Cependant cette répartition est très variable au cours de l'année. Ainsi les aiguilles tombant lors du maximum secondaire printanier sont presque exclusivement colonisées par *Cytospora*. Cette espèce exerce en effet en hiver une activité pathogène qui provoque le dessèchement de nombreux rameaux et leur chute au printemps.

Le maximum d'isolement de *Cytospora* en fin d'hiver et en début de printemps correspond très exactement à la chute des rameaux infectés et au maximum secondaire dans les chutes d'aiguilles.

L'existence de deux maxima dans la chute des aiguilles de conifères est un phénomène assez général (AUSSENAC, 1969). LANIER (1968) a montré que les épidémies de *Lophodermium* dans les forêts de pin entraînaient une augmentation très marquée de la chute printanière puisqu'elle égale alors la chute normale d'automne. Il serait intéressant de vérifier si la recrudescence des chutes d'aiguilles en fin d'hiver dans les forêts d'autres conifères n'est pas aussi liée à des attaques phytopathogènes hivernales.

La chute principale d'aiguilles en automne correspond par contre à un développement considérable d'*Aureobasidium* sp. I; elle est précédée en été par une chute d'aiguilles colonisées par *Aureobasidium pullulans* auquel s'associe une recrudescence (saprophyte cette fois?) de *Cytospora*.

3. MICROFLORE ET APPORT AU SOL DE MATIÈRE ORGANIQUE.

Il est certain que ces variations saisonnières de microflores sur les aiguilles tombantes influent sur la qualité de l'apport au sol. Ainsi les aiguilles brunes des rameaux infectés par *Cytospora* contiennent 1,6 % d'azote, contre 1,0 % aux aiguilles non infectées, alors que les teneurs en cendres sont très proches (2,44 contre 3,50 %). La colonisation fongique, ici interne et particulièrement active, semble donc retarder l'appauvrissement en azote, probablement incorporé au mycélium. Ce rôle d'accumulation a déjà été envisagé par HARLEY (1971).

L'étude des capacités enzymatiques de ces colonisateurs permet également d'éclairer leur rôle dans les premières attaques de la matière organique. Ainsi *Cytospora*, dont les aptitudes pathogènes correspondent à une colonisation interne de l'aiguille, se révèle particulièrement pectino- et cellulolytique. On doit donc s'attendre à une dégradation de ces substances dans les chutes d'aiguilles printanières.

A l'inverse *Aureobasidium* sp. I, comme les colonisateurs superficiels des aiguilles vivantes (*Tripospermum*), n'attaque pas ces deux substrats, et son développement sur les aiguilles dépendra essentiellement des sucres. Sa présence à la surface des aiguilles vertes vivantes montre que cette action débute bien avant la sénescence, au niveau des pluvio-lessivats où se retrouve la plupart des substances de la fraction hydrosoluble de la feuille (MORGAN et TUKEY, 1964).

CONCLUSION

L'apport au sol dans cette sapinière est pour sa plus grande part le fait des aiguilles, mais les deux fractions : lichens épiphytes et microfonges liés aux aiguilles jouent dans cet écosystème forestier à des degrés divers, un rôle que l'on ne peut négliger : les lichens par leur mode particulier de nutrition et leurs teneurs en substances complexantes et inhibitrices, les microfonges parce que la qualité de la matière organique dépendra de la colonisation plus ou moins importante des aiguilles et sera par conséquent en relation avec les variations saisonnières de ces espèces.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ J., 1973. — Contribution à l'étude écologique d'une sapinière du massif du Pilat : apport au sol d'éléments minéraux et de matière organique, avec analyse particulière de composés polyphénoliques. Thèse de doctorat de spécialité. Lyon.

AUSSENAC G., 1969. — Production de litière dans divers peuplements forestiers de l'est de la France. *Œcol. Plant.*, **4** (3), 225-235.

BECK G., DOMMERGUES Y. et VAN DEN DRIESSCHE R., 1969. — L'effet litière. II. Étude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. *Œcol. Plant.*, **4** (3), 237-267.

BONNOT E. J., 1969. — Aperçu général de la végétation du massif du Pilat. Doc. ronéo. 35 p.

BRANSBERG J. W., 1969. — Fungi isolated from decomposing conifer litter. *Mycologia*, **61**, 373-381.

BURKHOLDER P. R., EVANS A. W., MC VEIGH I. et THORTON H. K., 1944. — Antibiotic activity of lichens. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **30**, 250-255.

BUSTINZA F., 1951. — Substances antibactériennes des lichens. *Endeavour*, **10**, 95-99.

CULBERSON C. F., 1970. — Supplement to chemical and botanical guide to lichen products. *The Bryologist*, **73** (2), 177-377.

DICKINSON C. H., 1966. — Fungal colonisation of Pisum leaves. *Can. J. Bot.*, **45**, 915-927.

DUVIGNEAUD P., 1971. — Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers. Colloque sur la productivité des écosystèmes forestiers. U. N. E. S. C. O. et P. B. I.

GOURBIÈRE F., 1974. — Les champignons microscopiques liés aux aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.) *Bull. Soc. Fr. Mycol.* (sous presse).

GOURBIÈRE F., 1974. — Contribution à l'étude écologique d'une sapinière du massif du Pilat : étude des champignons microscopiques liés aux aiguilles. Thèse de doctorat de spécialité. Lyon.

HALE M. E., 1967. — The biology of lichens. EDWARD ARNOLD. London.

HARLEY J. L., 1971. — Fungi in ecosystems. *J. Ecol.*, **59**, 653-668.

HAYES A. J., 1965. — Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. II, *J. Soil. Sc.*, **16** (2), 242-257.

HERING T. F., 1965. — Succession of fungi in the litter of a lake district oakwood. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, **48**, 391-408.

HUDSON H. J., 1971. — The development of the saprophytic fungal flora as leaves senesce and fall. In *Ecology of leaf Surface microorganisms*, PREECE T. F. et DICKINSON D. H. Ed. Acad. Press.

ISKANDAR I. K. et SYERS J. K., 1971. — Solubility of lichen compounds in water: pedogenetic implications. *The Lichenologist*, **5**, 45-50.

LANIER L., 1968. — Contribution à l'étude du rouge cryptogamique du Pin sylvestre dû au *Lophodermium pinastri* (Schrad) Chev. Étude phénologique sur la chûte des aiguilles et sur la maturation des hystérothécies. *Ann. Sc. Forest.*, **25**, 35-50.

MORGAN J. W. et TUKEY H. B., 1964. — Characterization of leachate from plant foliage. *Plant Physiol.*, **39**, 590-593.

RAPP M., 1967. — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de pins d'Alep (Pinus halepensis Mill). *Oecol. Plant.*, **2** (4), 325-338.

RAPP M., 1969. — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens : la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Œcol. Plant.*, **4** (4), 377-410.

RODIN L. L. et BAZILEVICH N. I., 1967. — Production and mineral cycling in terrestria vegetation. Oliver and Boyd Edit.

SCHATZ A., 1963. — Soil microorganisms and soil chelation. The pedogenic action of lichens and lichen acids. *J. Agricult. Food Chem.*, **11**, 112-118.

VALLÉE G., 1966. — Étude de la nutrition du sapin pectiné (*A. pectina* D. C.) d'après cinq stations vosgiennes. Thèse Fac. Sc. Nancy.